The Lepidopterological Society of Japan

蝶と蛾 *Tyô to Ga,* **41** (1): 13－19, 1990

主として交雑によるカラスアゲハ群の研究

阿 江 茂

〒466 名古屋市昭和区山里町18 南山大学生物学研究室

A Study of the *Papilio bianor* Group mainly based on Hybridization (Lepidoptera, Papilionidae)

Shigeru A. AE: Biological Laboratory, 18 Yamazatocho, Showaku Nagoya, 466 Japan

Abstract Both sexes of F_1 hybrids between adults from Yaeyama Island and Okinawa Island, and between those from Okinawa Island and Amami Island in *Papilio bianor* proved to be fertile in hybridization experiments. *P. polyctor* should be regarded as a subspecies of *P. bianor* according to MAYR'S species definition. Some other data on hybridization and diapause were obtained in the *P. bianor* group.

Key wards *Papilio bianor* group, *P. polyctor*, hybridization, speciation, diapause.

カラスアゲハ（*Papilio bianor* CRAMER, 1777）は広くアジアの東部に分布しており，いくつかの地域的な個体群が存在する．特に南西諸島においては，トカラ列島，奄美諸島，沖縄諸島，八重山列島の各地域で成虫の色彩が明瞭に異なっている．浜（1977）は沖縄本島産と本州産のカラスアゲハの交雑において，F_1の雌は生殖能力を有しないという結果を得た．筆者も近年，南西諸島のカラスアゲハを中心とした交雑実験に力を入れ，本州産および農林水産大臣の許可を得て輸入した台湾産のカラスアゲハおよびヒマラヤ地域のクジャクアゲハ（*P. polyctor* BOISDUVAL, 1836）も用いている．

沖縄諸島のカラスアゲハは，名古屋での春から夏にかけての野外飼育においても，愛知県産の多くが非休眠蛹となる25℃，1日15時間照明の通常の長日条件においても，多くが休眠蛹となり，八重山列島，奄美諸島産にも同様の傾向があるため，羽化時期をあわせての交雑が容易でなく，多くの研究者の協力を得て非常に多くの材料を用いてきたにもかかわらず，十分な結果を得るに至っていない．しかし，1989年の初めになってやっと隣接地域間の交雑のF_1の雌雄いずれにも生殖能力の存在を確認できたので，これまでの主な研究結果を発表するとともに，残された問題点を指摘する．

実 験 方 法

飼育は南山大学の1日15時間照明，25℃と1日11.5時間照明，22℃の外国産蝶類の飼育室，二室で行った．シーズン中は日本産およびその雑種の飼育は大学の屋外においても行った．交雑はハンド・ペアリング法で行い，採卵は蛍光灯下のガラス円筒または植木鉢の下に砂を入れて食草をさし，上に網をかぶせた中で行った．卵はプラスチック容器に入れ2齢幼虫まで飼育後，鉢植または屋外の食樹に袋がけをして蛹まで飼育した．幼虫の食樹にはハマセンダン，カラスザンショウ，キハダまたは四季咲きのレモンを用いた．成虫は両飼育室の間の普通照明の小室または約6℃の冷蔵庫に保管し，小室では毎日蜂蜜またはカルピスを与えた．

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

Table 1. Hybridizations of *Papilio bianor* between adjacent localities.

mother	father	No. of eggs laid	No. of eggs hatched	off springs ♂	♀
	Taiwan ♀×Yaeyama ♂				
D-c-343-3-26	D-ju-384	46	42	11	4
D-c-444-14	D-ju-451	54	54	9	7
	above F_1♀×above F_1♂				
D-c-343-3-26-11	D-c-343-3-26-4	89	51	1	0
D-c-444-14-4	D-c-444-14-2	91	91	15	7
	above F_2♀×above F_2♂				
D-c-444-14-4-10	D-c-444-14-4-3	68	54	0	0
	Yaeyama ♀×Taiwan ♂				
D-ju-395-13	D-c-394-5	36	36	14	7
	above F_1♀×above F_1♂				
D-ju-395-13-4	D-ju-395-13-2	10	9	0	0
D-ju-395-13-3	D-ju-395-13-9	50	50	0	0
D-ju-395-13-16	D-ju-395-13-6	48	45	0	0
	Yaeyama ♀×Okinawa ♂				
D-ju-460-1	D-o-473	57	56	15	0
	Yaeyama ♀×above F_1♂				
D-ju-460-8	D-ju-460-1-14	74	73	4	1
	Okinawa ♀×Yaeyama ♂				
D-o-374-2	D-ju-388	29	13	2	2
D-o-374-3	D-ju-388	40	36	2	7
	above F_1♀×Okinawa ♂				
D-o-374-3-1	D-o-376-9	103	101	0	0
	Okinawa ♀×Amami ♂				
D-o-299-2	D-am-304	91	86	1	3
D-o-417-8	D-am-418-1	82	80	7	2
D-o-448-14	D-am-501	36	35	1	6
	Okinawa ♀×above F_1♂				
D-o-396-5-1	D-o-417-8-3	1	1	0	1
D-o-417-32	D-o-417-8-3	11	7	1	0
	above F_1♀×(Yaeyama ♀×Okinawa ♂)♂*				
D-o-448-14-5	D-ju-460-1-14	12	10	1	0
	Honshu ♀×Amami ♂				
D-331-9	D-am-328	124	124	0	1
D-476	D-am-474	20	20	5	0
	above F_1♀×〔Honshu ♀×(Okinawa ♀×Honshu ♂)♂〕♂*				
D-331-9-1	D-316-15-8	34	31	2	1
	Honshu ♀×above F_1♂				
D-477-1	D-476-1	47	44	0	1
D-466-4	D-476-3	9	9	1	4
	Honshu ♀×Tokara ♂				
D-149-5	Da-1-1	34	32	4	13
D-185-1	Da-2-7-1	39	36	10	20
	above F_1♀×above F_1♂				
D-185-1-25	D-185-1-20	-	-	0	3
D-185-1-26	D-185-1-23	50	47	2	2

*: hybrid *bianor*

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

交雑結果

a．隣接地間の交雑

Table 1は隣接地間の交雑の主な結果である．台湾産と八重山列島産の交雑では，台湾産を母とした場合はF_2の生殖能力の存在まで，八重山産を母とした場合はF_1の生殖能力の存在まで確認したが，それぞれF_3およびF_2の成虫が得られなかったのは食樹の不足等が原因である．

八重山産と沖縄産，沖縄産と奄美産の交雑では，両親と同様長日で休眠蛹となるものがでるなどのため，F_2を得る交雑の機会は得にくくF_2を得るに至っていないが，戻し交雑によって，両交雑ともF_1の雌雄が生殖能力を有することを確認した．

奄美産とトカラ産の間の交雑の機会はまだ得ていないが，奄美産と本州産との交雑において，戻し交雑でF_1が雌雄とも生殖能力を有することを確認した．他方，トカラ産と本州産の間ではF_2の成虫を得ることに成功している．

b．飛び地間の交雑

主な結果はTable 2の通りである．浜による沖縄産と本州産の交雑の結果の追試実験においては，同様の結果となった．また台湾産と本州産の交雑においても同様の結果が得られた．いずれの場合もF_1雄は良好な生殖能力を有していたが，F_1雌は各5頭を交雑し，採卵を試みたところ，1週間以上生き，多くは産卵動作を行ったが産卵せずに死亡した．その後すべての個体の腹を調べたところ，肉眼で見えるような卵は全く存在しなかった．台湾産と沖縄産の間など，その他の飛び地間では現在実験中または実験準備中であるが，実験中のものもまだ十分な結果を得ていない．

c．クジャクアゲハとカラスアゲハの交雑

筆者は1963年，日本鱗翅学会ヒマラヤ蝶蛾調査隊に参加し，採集したクジャクアゲハと本州産のカラスアゲハを交雑してF_1の雌雄の成虫を得た(阿江，1965)．その後の実験でF_1の雄の生殖能力の存在を確認したが，F_1の雌は沖縄産と本州産のカラスアゲハのF_1雌と同様に不妊であることを確認した．しかしその後，台湾産のカラスアゲハとクジャクアゲハの交雑を行ったところ，F_3の成虫まで得ることができた．そこで改めて本州産のカラスアゲハを用いたが，やはりF_1雌は不妊であった．沖縄産とクジャクアゲハとの交雑では生殖能力を有する雄成虫のみを生じているが，まだデータは不十分である．

Table 2. Hybridizations among local populations of *P. bianor* and *P. polyctor*.

mother	father	No. of mating	No. of eggs laid	No. of eggs hatched	hatch ability	offsprings ♂	offsprings ♀
Okinawa*	Honshu*	4	157	152	96.8	23	17
Honshu*	above F_1	1	83	30	36.1	6	2
above F_1	*bianor*	5	0				
Taiwan*	Honshu*	13	763	711	93.2	92	36
Honshu*	above F_1	3	246	171	69.5	18	12
above F_1	*bianor*	5	0				
polyctor	Honshu*	12	427	411	96.3	62	31
Honshu*	above F_1	6	270	239	88.5	0	2
above F_1	*bianor*	5	0				
Taiwan*	polyctor	6	586	581	99.1	45	16
above F_1	above F_1	10	167	123	73.7	5	8
above F_2	above F_2	2	97	60	61.9	3	2
polyctor	Taiwan*	1	43	40	93.0	3	4
above F_1	above F_1	1	76	72	94.7	3	4
above F_2	above F_2	1	52	52	100	1	1
polyctor	Okinawa*	3	94	94	100	12	0
bianor	above F_1	1	82	58	70.7	0	0

＊：*bianor* in these districts

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

Table 3. Pupal diapause in *P. bianor* of Okinawa Islands.

No.	Date of emergence	sex	D/ND*	No.	Date of emergence	sex	D/ND*
1	May 25	♀	ND	10	Sep. 30	♀	D
2	May 25	♀	ND	11	Sep. 30	♀	D
3	May 31	♀	ND	12	Oct. 10	♀	D
4	June 1	♀	ND	13	Oct. 15	♀	D
5	June 4	♂	ND	14	Oct. 24	♀	D
6	Aug. 25	♂	D	15	Oct. 24	♂	D
7	Sep. 9	♂	D	16	Nov. 28	♀	D
8	Sep. 10	♀	D	17	Dec. 8	♂	D
9	Sep. 28	♀	D	18	Dec. 8	♂	D

* D : diapause ; ND : non-diapause
Pupations occurred over about 20 days from May 5, 1988. Larvae obtained from eggs laid by one female were reared under 18hr-photoperiod at 25℃ and pupae were kept under 15 hr-photoperiod at 25℃.

沖縄産カラスアゲハの特色

筆者はこれまでに，前記の各地産のカラスアゲハやカトマンズ，東ネパール，ダージリン，ブータンのプナカ産のクジャクアゲハを飼育したが，卵•成虫•蛹は極めてよく似ており，沖縄産のカラスアゲハのみが，多数の違った雌よりの違った時期における飼育において，他と明瞭な肉眼的な違いが認められた．すなわち，3，4齢における後端と一対の突起が他地のカラスアゲハやクジャクアゲハに比べて顕著であり，5齢背面の黄色が白色化している．

奄美産はこれらの点でやや他地と沖縄との中間的であるが，まだ十分のデータを得ていない．沖縄産の蛹は側面からみた場合のそりが少ない．これはやや不明瞭であるが，計測的には差がでると思われる．また最初に記したように休眠蛹となる臨界日長は長いようである．Ishii (1977) によれば，北海道産の臨界日長が15.5時間であるが，筆者が幼虫期間のみ18時間，25℃で飼育し，その後15時間おいたものの羽化データ（Table 3）より推測すると臨界日長は18時間を越えている．あるいは，環境要因とは無関係に生じるいわゆる「不整休眠」とも考えられる．

カラスアゲハのタイプ標本の問題

Fruhstorfer (1898) は，琉球島の*P. bianor*は，*P. bianor* Cramer，*P. bianor dehaanii* Felderと，より濃い地色と後翅の翅表の強い青色の非常に目立つ亜外縁の弦月紋によって異なっており，一つの地域種と見なすことができるので，*okinawensis*として亜種記載をした．これが記載の特色を示す全文である。その後彼 (1898) はかなり長い補足を出版しているが，この記載でも，八重山，沖縄，奄美のいずれの型をさすものかは直接判定できない．しかし，その最初に「琉球諸島の最南端の一つの島である石垣島からも最近私の手に入った」と記しており，以前は石垣島以北の島で採集したことを暗示している．また後半にFritzeのLiu-kiu-Insel, Okinawaの動物相（Jena, 1894）において，Fritzがミヤマカラスアゲハ（*P. maackii*）であるとした1雄についての記述を引用している．そこには，この個体は日本産と裏面が完全で同じであるのに表面はかなり異なっているとし，また香港で採集されたものとは完全に異なっていると記されている．

Jordan (1909) は，*okinawensis*は日本の*dehaanii*に非常に似ているとして後，*dehaanii*との細かい差異を記述している．それに続いて亜種*junia*を記載している．そこではFruhstorferは石垣島からの標本を*okinawensis*としているが，彼から受取った夏型の2雄は台湾産と中国産のものに非常によりよく一致しているとして後，台湾産と中国産との細かい差異を記している．

尾本 (1986) によれば，現在は大英博物館のFruhstorferの*okinawensis*のタイプ標本は明らかに八重山

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

列島産のものであり．これと並べておかれている*junia*のタイプ標本も同様である．したがって，JORDANがFRUHSTORFERの*okinawensis*のタイプ標本をみて*junia*を記載したとすれば，*okinawensis*のタイプ標本はFRUHSTORFERが指定したものではないことは明らかである．大英博物館のカラスアゲハの全標本を詳細に調べるとともに，歴史的な事項の調査が必要である．

カラスアゲハ群の種分化

現在，沖縄諸島産のカラスアゲハは独立種として扱われることが多い．アゲハチョウ属等における代置関係にある最近縁種は交雑においてF$_1$の雌雄成虫が生じても，特にF$_1$の雌が生殖能力を有しないことが多いので(阿江，1986，1988)，沖縄諸島産と八重山列島，奄美諸島産との間の交雑を行った．その結果F$_1$は雌雄ともに生殖能力があることがわかったので，独立種まで分化が進んでいない可能性が生じてきた．しかし，日浦とALAGAR (1971) がフィリピン産のアゲハチョウ科の各種をすべて大陸の代置種に対して別種としていることより，筆者はシロオビアゲハ（*Papilio polytes*）について調べたところ，大陸の周辺産とフィリピン産の交雑においてF$_2$は生じるが完全ではなく雑種崩壊といえる現象がみとめられた（阿江，1986，1988)．したがって，雑種の生殖能力の点より種分化を調べるには，更に詳細な交雑実験が必要である．

他方，クジャクアゲハは台湾産のカラスアゲハとの交雑においては正逆交雑ともF$_3$の成虫まで生じるので，MAYR (1969) のように生殖能力の点のみから種を定義すれば，クジャクアゲハ（*P. polyctor*）は明らかにカラスアゲハ（*P. bianor*）の亜種である．逆に，本州の*P. bianor dehaanii*は台湾産との間のF$_1$の雌が不妊であるので，種分化は進んでおり，いずれの隣接分布地間でも生殖能力の点においてつながっていなければ，別種である可能性が存在する．

近年カラスアゲハの研究は盛んになっており不幸にして一瀬太良氏はなくなられたが（ICHINOSÉ and HORIUCHI，1985)脇一郎氏は次々と実験結果や文献研究の結果を発表されている(脇，1986 a，b，c，1987 a，b)，またデータはわずかであるが電気泳動法による研究も始っているので，(小南他，1988) 筆者としては自身によるデータをもう少しまとめた後，他の研究と比較したいと思っている．

謝　辞

筆者は蝶類の遺行・生態・進化学的な研究を学生時代より続けているので，白水隆先生の記念論文集（阿江，1988)に記したように非常に多くの方々の御指導と，御協力をいただいた．その後カラスアゲハの研究に材料の提供等に御協力をいただくようになった方々のお名前をあげさせていただく。張永仁，川瀬勉，前田芝之，牧野信市，松井輝雄，緒方正美，佐藤文保，周英勇，谷田昌也，上杉兼司，脇一郎，山田善郎，横倉明各氏．また特に筆者の国内外における調査採集中の交雑・飼育と食樹の世話には研究室の江本純，江田信豊両氏，近くにお住いの中島悦雄氏に多大の援助をいただいている．さらに外国よりの生材料の輸入には携行者の帰国や郵便の到着と同時に検査を受けられるよう準備いただくなど，各地植物防疫所の係官の方々の特別な御配慮をいただいている．文中の英文は高倉忠博氏にみていただいた．またFRUHSTORFERの独文を訳するにあたっては南山大学独語学独文科の生野芳徳先生に御助力をいただいた．末筆ながら，厚くお礼を申し上げる．

またこのカラスアゲハの研究を含む蝶類の生態・遺伝進化学的な研究に関連して，昭和 34，38，39，44，46，47，48，51，52，53，55 年度に文部省科学研究費，昭和 37，38，39 年度に日米科学協力研究費(大平洋の地域の昆虫の動物地理と生態)国立科学博物館の「日本動物相の起源をさぐるための南アジアの動物調査」の研究分担者として昭和 52～69 年度科学研究費(海外学術調査)を受領し，また昭和 41～61 年，63 年度の南山大学特別研究費（パッヘ研究奨励金）を受領した．

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

文　献

AE, S. A., 1965. A study of hybrids between Japanese and Himalayan *Papilio* butterflies. 日本鱗翅学会特別報告, (2)：75－106.

阿江　茂, 1986. アゲハチョウの生物学. たたら書房, 118 pp

阿江　茂, 1988. アゲハチョウ属の交雑を中心とした種とその分化の研究. 蝶類学の最近の進歩　白水隆名誉会長記念論文集　日本鱗翅学会特別報告, (6)：475－498

FRUHSTORFER, H., 1898a. Neue Lepidopteren aus Ostasien. *Soc. Ent.* **10**: 74

————1898b. Beitrag zur kentniss der Liu-Kiu Inseln. *Stett. entomol. Zeit.*, 406－407

浜　祥明, 1977. オキナワカラスアゲハとカラスアゲハの交配の結果およびカラスアゲハ各亜種の終齢幼虫について, (日本鱗翅学会第24回大会一般講演要旨). 蝶と蛾, 28：171

HIURA, I, & R. E. ALAGAR, 1971. Studies on the Philippine butterflies chiefly collected by the cooperative survey by the Osaka Museum of Natural History and National Museum of the Philippines, 1969. Part 1: Papilionidae. *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.*, **24**: 29－44.

ICHINOSÉ T. & C. HORIUCHI, 1985. All optric Speciation of Yaeyama Insular Isolates in the *Papilio bianor* complex of Japan. *Kontyû,* **53**(1): 233－244

ISHII, M., 1977. Photoperiodic Reaction of the Hokkaido population of *Papilio bianor dehaanii* C. et R. FELDER. *Tyô to Ga,* **28**: 115－116

JORDAN, K., 1909. Family Papilionidae, *In* SEITZ "*The Macrolepidoptera of the World*" 9. Alfred Kernen Publisher, Stuttgart: 78.

小南裕彦・笠原　恵・山口　修・住吉　薫. 1988. カラスアゲハとその近縁種間のタンパクレベルより解析した分化程度. (日本鱗翅学会第35回一般講演要旨). 蝶と蛾, 39：265－266.

MAYR, E., 1969. *Principles of Systematic Zoology.* McGraw-Hill, New York.

尾本恵市. 1986a. オキナワカラスアゲハのタイプ標本になにが起きたか?. やどりが, (126)：15－16

脇　一郎. 1986a. カラスアゲハ, その変異の実態を探る　I. 昆虫と自然, 21(10)：4－8.

————1986b. 同　II. 昆虫と自然, 21(11)：11－15.

————1986c. 同　III. 昆虫と自然, 21(12)：26－31

————1987a. 同　IV. 昆虫と自然, 22(1)：16－20

————1987b. 同　V. 昆虫と自然, 22(2)：20－24

Summary

1. F_2 hybrids were produced in crossings between females from Taiwan and males from Yaeyama Island in *P. bianor* and those of the reciprocal combination (Table 1).

2. Both sexes of F_1 hybrids obtained between adults from Yaeyama Island and Okinawa Island and between those from Okinawa Island and Amami Island in *P. bianor* proved to be fertile in hybridization experiments. Therefore, *P. bianor* from Okinawa Island may not be an independent species, although it has some distinct morphological differences. However, more experiments are necessary to clarity whether hybrid breakdown occurs in F_2 individuals or not (Table 1).

3. Both sexes of the F_1 hybrid between adults from Amami Island and Honshu in *P. bianor* were fertile.

4. F_1 hybrid males from crossings between adults from Taiwan and Honshu and between those from Okinawa Island and Honshu in *P. bianor* were fertile, but F_1 hybrid females from the same crossings were sterile (Table 2).

5. F_3 adult butterflies resulted from crossings between *P. polyctor* females from Himalaya montains and *P. bianor* males from Taiwan and reciprocal combinations. Therefore, *P. polyctor* BOISDUVAL, 1836 should be regarded as a subspecies of *P. bianor* CRAMER, 1777 according to MAYR'S species definition (Table 2).

6. F_1 hybrid females from crossings between *P. bianor* of Honshu and *P. polyctor* were sterile, although F_1 hybrid males were fertile (Table 2).

NII-Electronic Library Service

The Lepidopterological Society of Japan

7. There is a possibility that a critical daylength to cause pupal diapause in *P. bianor* from Okinawa Island is more than 18 hours at 25℃.
8. Holotypes of *P. bianor okinawensis* FRUHSTORFER, 1898 and *P. bianor junia* JORDAN, 1909 in the British Museum (Nat. Hist.) are both from Yaeyama Island, according to OMOTO (1986). FRUHSTORFER described *okinawensis* from "Liu-kiu Inseln". "Liu-kiu Inseln" include the Yaeyama and Okinawa Islands. Foreigners may also include the Amami Islands into them. JORDAN described *junia* from "Ishigaki-sima", which belongs to the Yaeyama Islands. He wrote that *okinawensis* is very similar to *dehaanii* of Japan, and Ishigaki specimens (of which he received two males from FRUHSTORFER)agree much better with the forms from Taiwan and China. If JORDAN had examined the holotype of *okinawensis,* when he described *junia*, the present holotype of *okinawensis* surely would not have been the one that was picked up by FRUHSTORFER himself.

(Received 29 March 1989)

Published by the Lepidopterological Society of Japan, c/o Ogata Hospital, 3-2-17 Imabashi, Chuo-ku, Osaka, 541 Japan

NII-Electronic Library Service